© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tragewirt-Gemeinschaften (Phoresie) bei Spinnentieren (Arachnida)

E. EBERMANN

Abstract: Phoretic associations within the Arachnida. An introduction to the phenomenon of phoresy is provided. The spectrum of its occurrence and diversity is described together with specific adaptations within the Arachnida.

Key words: Phoresy, hosts, adaptations, pseudoscorpiones, acarids, insects.

Was ist Phoresie?

Mit dem Begriff „Phoresie" (gr. phoresia = Tragen) wird ausgedrückt, dass eine Tierart aktiv und vorübergehend eine andere Art als Transportmittel nutzt (SCHALLER 1960; FARISH & AXTELL 1971). Diese mehr oder weniger kurzfristige „Vergesellschaftung" zwischen der zu transportierenden Art (Phoront, Phoresiegast) und dem Phoresiewirt (Tragewirt) gereicht in jedem Fall nur dem erstgenannten Partner zum Vorteil. Dies steht im krassen Gegensatz zur Symbiose (i.e.S.), einer „mutualistischen" (lat. mutuus = gegenseitig) Beziehung zwischen zwei Organismen, aus der beide beteiligten Arten Nutzen ziehen. Ein anderes, häufiges Phänomen, das in diesem Zusammenhang erwähnt werden muss, ist der Parasitismus. In einer parasitischen Beziehung zwischen zwei artverschiedenen Organismen gibt es stets nur einen Nutznießer; der parasitierte Partner hingegen wird aktiv geschädigt, bisweilen sogar mit Todesfolge. Im Seitenblick auf den Parasitismus erscheinen uns heute auch die Folgen der Phoresie für den Tragewirt nicht immer völlig harmlos und in manchen konkreten Fällen sind die Grenzen zum Parasitismus tatsächlich nicht eindeutig zu ziehen. Die transportierten Arten verhalten sich zwar während des Transportes in der Regel „neutral" und stellen aus dieser Sicht kein Problem für den Tragewirt dar. Eine bedeutende Rolle spielt in diesem Zusammenhang allerdings die Quantität der transportierten Tierart. Die Problematik überladener Kraftfahrzeuge, ein Beispiel aus dem menschlichen Alltag, ist hinlänglich bekannt. Übersetzt auf die zwischen Tieren ablaufende Phoresie kann das bedeuten, dass beispielsweise eine Ameise, die möglicherweise von Tausenden, als Einzelindividuum prinzipiell harmlosen „phoretischen" Milben besetzt ist, in ihrer Mobilität extrem beeinträchtigt sein wird und unter Umständen zugrunde geht (BINNS 1982). Aus diesem Grunde wurde auch vorgeschlagen, Phoresie als eine eigene, abgeschwächte Form von Parasitismus aufzufassen (ATHIAS-BINCHE 1990).

Wer nutzt Phoresie und wozu dient sie?

Phoresie ist im Tierreich außerordentlich weit verbreitet. Ein spektakuläres und oft zitiertes Beispiel sind die Schiffshalter (*Echeneis remora*), Fische, die sich mittels einer für den phoretischen Transport evoluierten Saugscheibe an Haifischen oder großen Rochenarten (Mantarochen, Fam. Mobulidae) festsaugen und über weite Strecken transportieren lassen. Die überwiegende Mehrzahl an phoretischen Tierarten findet sich allerdings nicht bei den Wirbeltieren, sondern innerhalb der riesigen Arthropoden (Gliederfüßer)-Verwandtschaft, zu der unter anderem die Arachnida (Spinnentiere), die Crustacea (Krebse) und die Antennata (Insekten und Tausenfüßer) gezählt werden. Das Auftreten von Phoresie ist stets mit der geringen Eigenmobilität des potenziellen

Denisia 12, zugleich Kataloge der OÖ. Landesmuseen Neue Serie 14 (2004), 93–110

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 1: Tropischer Weberknecht (Laniatores) mit parasitischen Milbenlarven.

Phoresiegastes verbunden. Diese Eigenschaft findet sich am häufigsten bei Tiergruppen, die kein Flugvermögen besitzen und zudem noch eine geringe Körpergröße aufweisen, was letztlich das eigenständige Überwinden größerer Distanzen reduziert oder überhaupt ausschließt. Im Hintergrund steht die Notwendigkeit, an neue Biotope bzw. Mikrohabitate zu gelangen, die noch ungenutzte Nahrungsquellen bieten und/oder sich als Standorte für die Eiablage und Entwicklung der Folgegeneration eignen.

Zum Entstehen von Phoresie

Gute Voraussetzungen für die Evolution von Transportgemeinschaften bietet das Zusammenleben von potenziellen Tragewirten und Transportgästen in mehr oder weniger spezifischen Lebensgemeinschaften, wie sie etwa in Nestern von sozialen Insekten sehr häufig zu finden sind. Beispielhaft seien hier die Nester von Staaten bildenden (sozialen), in Bodennestern lebenden Hymenopteren, etwa Ameisen, genannt. Deren Nester beinhalten zumeist eine überaus diverse Begleitfauna (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Das Studium solcher komplexen Lebensgemeinschaften zeigt, dass die Ameisengäste im Zusammenleben mit ihren Wirten eine Fülle an „Strategien" entwickelt haben, die sich anbietenden Ressourcen zu nutzen. Aus dem Zusammenleben verschiedener Tierarten sind verschiedene Typen von sogenannten „Karposen" (gr. karposis = Nutzung der Früchte) hervorgegangen. Karposen beschreiben „Interaktionen" zwischen zwei Arten, aus denen letztlich nur eine der beteiligten Arten Nutzen zieht, die andere aber auch nicht geschädigt wird (Symbiose i.w.S.). Eine der häufigsten derartigen zwischenartlichen Beziehungen ist der **Kommensalismus** (mlat. commensalis = Tischgenosse), bei der der zumeist kleinere Kommensale von der Nahrung des „Wirtes" profitiert; aus dem Verhalten des Kommensalen resultiert weder Schaden noch Nutzen für den Wirt. Die Phoresie stellt ebenfalls eine Karpose dar, sie zeigt allerdings bisweilen fließende Übergänge zum Parasitismus (HOUCK 1994), selten auch zu Symbiosen (i.e.S.). Das Phänomen Phoresie tritt in verschiedensten, oft nicht miteinander verwandten Tiergruppen auf und ist nicht selten sogar innerhalb von engeren Verwandtschaftsgruppen in sehr differenzierter Ausprägung existent. Diese Fakten weisen darauf hin, dass Phoresie wiederholt, und offensichtlich ganz unabhängig voneinander entstanden ist. Manche Beziehungsgefüge, die sich in den oben beispielhaft genannten Lebensgemeinschaften zwischen Ameisen und Ameisengästen entwickeln, haben zweifellos präadaptiven Charakter und dienen als Ausgangsbasis für die Evolution vielfältiger „Strategien". Man muss davon ausgehen, dass der Evolution von Phoresie bei vielen wirbellosen Tieren, vor allem bei den Arthropoden, ähnliche Vorausbedingungen zugrunde lagen. Das Ansetzen von Selektionskräften an ähnlich präadaptierten Strukturen und Verhaltensweisen gepaart mit dem übereinstimmenden Erfordernis wenig mobiler Organismen zum „effizienten Ortswechsel" führten und führen letztendlich auch zu ähnlichen Ergebnissen, nämlich zur Evolution von Transportgemeinschaften, wie sie uns heute in den vielfältigen, einfachen bis hochkomplexen Erscheinungsbildern des Phänomens „Phoresie" entgegentreten. Eine detaillierte Diskussion zur Evolution der Phoresie bei Milben findet sich bei ATHIAS-BINCHE (1990, 1994).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Was ist nicht Phoresie ?

Die Abbildungen 1 und 2 lassen auf den ersten Blick an Transportvergesellschaftungen denken. Abbildung 1 zeigt allerdings ein Beispiel für den oben genannten Parasitismus. Bei den scheinbaren Transportgästen des tropischen Weberknechtes aus der Laniatores-Verwandtschaft handelt es sich um parasitische Larven einer Art der Milbenfamilie Trombidiidae. Die Mundwerkzeuge der Milben haben die gepanzerte Körperdecke des Kankers durchbohrt und entziehen dem unfreiwilligen Wirt Körperflüssigkeit. Erst zu Beginn ihrer nächsten Entwicklungsphase verlassen die Milben den „Transporteur" und häuten sich zum Nymphen-Stadium, das ebenso wie die erwachsenen Tiere einer räuberischen Lebensweise nachgeht.

Abbildung 2 zeigt das Weibchen einer südamerikanischen Amblypygi (Geißelspinne), die für wenige Tage ihre eigene Nachkommenschaft auf dem Hinterleib trägt. Diese kurzzeitig währende Transportgemeinschaft ist ein Beispiel für Brutfürsorge und ist in ganz ähnlicher Ausprägung auch von den Scorpiones (echte Skorpione), den Thelyphonida (Geißelskorpione), den Schizomida (Zwerggeißelskorpione) und manchen Araneae (Webspinnen) bekannt. Da es sich um ein innerartliches Phänomen handelt, ist auch hier die Anwendung des Terminus „Phoresie" nicht zulässig.

Spinnentiere als Phoresiegäste

Innerhalb der derzeit 11 anerkannten Arachniden-Klassen spielen nur zwei im Hinblick auf das Vorkommen von Phoresie eine „aktive" Rolle. Es sind das die Pseudoscorpiones (= Chelonethi, Pseudoskorpione, Moosskorpione, Bücherskorpione, Afterskorpione) und die Acari (= Acarida, Milben).

Phoresie bei Pseudoskorpionen

Die Pseudoskorpione sind mit derzeit rund 3100 beschriebenen Arten weltweit aus den Tropen, Subtropen, aber auch aus gemäßigten Regionen bekannt (siehe auch Beitrag MAHNERT in diesem Band). Pseudoskorpione sind 0,8 bis maximal 12 mm große Spaltenbewohner der unterschiedlichsten Bodenbereiche. Bevorzugter Lebensbereich ist die in Zersetzung befindliche Laubstreu von Mischwäldern. Manche Arten leben unter Baumrinde, andere auf Ästen und Zweigen von Büschen und Bäumen. Nicht selten finden sich mehr oder weniger spezialisierte Pseudoskorpion-Arten in Nestern bodenbewohnender Säugetiere und Vögel (BEIER 1948). Einige als Bücherskorpione bekannte Arten gehen sogar in Häuser, wo sie in Bibliotheken leben und dort nach Staubläusen jagen. Pseudoskorpione sind im Zusammenhang mit ihrer räuberischen Lebensweise flinke Läufer, dennoch ist auch ihnen aufgrund der geringen Körpergröße die Überwindung größerer Distanzen nicht möglich. Es ist daher nicht überraschend, dass in der Pseudoskorpion-Verwandtschaft Phoresie nicht selten vorkommt. In den meisten Fällen lassen sich trächtige Weibchen transportieren. Das „strategische Konzept" dieser oft mehrere Tage währenden Transportverhältnisse liegt darin, vom Tragewirt in günstigere, für die Eiablage und die Brut geeignete Lebensräume transportiert zur werden. Nur sehr selten lassen sich auch juvenile (= jugendliche) Tiere oder Männchen transportieren.

Als Tragewirte kommen verschiedenste Insekten, bodenbewohnende Kleinsäuger und Vögel in Frage. Erwachsene, trächtige Weibchen der in Europa verbreiteten Art *Lamprochernes nodosus* beispielsweise klam-

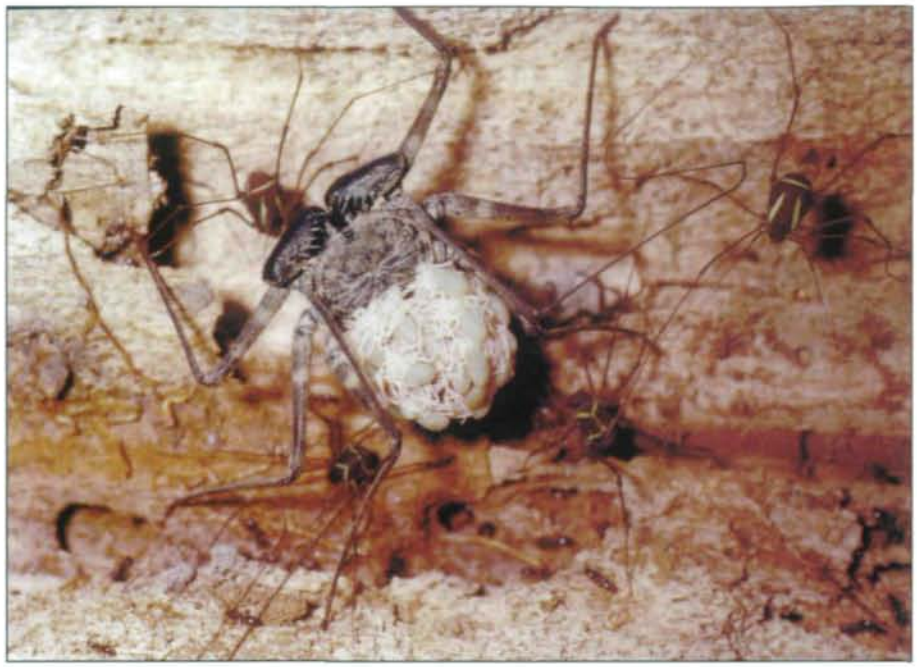


Abb. 2: Geisselspinnen-Weibchen (Amblypygi) mit frischgeschlüpften Jungtieren auf dem Hinterleib; Beispiel für Brutfürsorge. Im Bild befinden sich auch 4 Exemplare einer dämmerungsaktiven Weberknechtart, die sich tagsüber ebenso wie die Geisselspinne unter morschem Holz versteckt hält.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

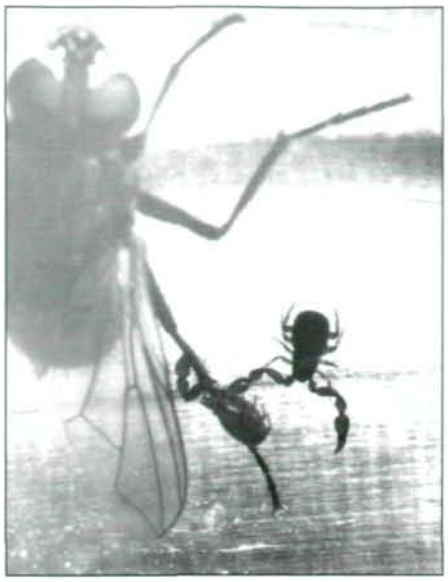


Abb. 3: Phoretische Pseudoskorpione auf einer Stubenfliege.

mern sich mit ihren scherenförmigen Tastern (Pedipalpen) an die Beine von flugfähigen Insekten, vor allem Fliegen (Abb. 3). Manche in den Tropen verbreitete Arten setzen sich unter die schützenden Flügeldecken von bestimmten Käferarten, vor allem Bockkäfern (z.B. *Acrocinus*). BEIER (1948) berichtet von Pseudoskorpion-Arten, die bisweilen in überraschend hohen Individuenzahlen (bis zu 54 Individuen je Wirt) unter den Flügeldecken des Käfers zu finden sind. Diese Vergesellschaftungen mit Bockkäfern unterscheiden sich allerdings von der „herkömmlichen", bei Pseudoskorpionen zu beobachtenden Phoresie. Es sind nämlich auch Männchen daran beteiligt und in der Regel übersteigt die Zahl der Männchen sogar die der Weibchen. BEIER vermutet hinter dieser Sonderform der Phoresie ein „Phagophilium", womit gemeint ist, dass die Pseudoskorpione während ihres vermutlich länger andauernden Aufenthaltes auf dem Käfer nach den unter den Flügeln der Tragewirte oft massenhaft transportierten Milben Jagd machen. Die Annahme BEIERs entspricht vermutlich den Tatsachen, ist aber bislang noch nicht bestätigt worden (MARTENS 1975). An vielen Beispielen konnte gezeigt werden, dass Pseudoskorpione in Nestern von Kleinsäugern und Vögeln leben, wobei manche ihren Wirt auch als Transporteur nutzen. Letzteres ist jedoch eher selten der Fall (Abb. 4; vgl. MARTENS 1975).

Die ältesten Belege von phoretischen Pseudoskorpionen sind in Dominikanischem Bernstein konserviert (Abb. 5). Diese einzigartigen Fossilfunde belegen, dass derartige Transportgemeinschaften schon vor weit mehr als 20 Millionen Jahren entwickelt waren (SCHLEE 1980).

Phoresie bei Milben

Die Acari, die Milben (i.e.S.) und Zecken einschließen, sind die größte und biologisch vielfältigste Gruppe der Spinnentiere (Arachnida). Obwohl Milben eine Fülle von Sondermerkmalen erworben haben, die sie von anderen Arachnida unterscheiden, sind sie doch echte Spinnentiere, erkennbar an den 4 Paar Laufbeinen und dem Besitz von für Spinnentiere typischen Mundwerkzeugen, den sogenannten Cheliceren.

Die Acari sind weltweit verbreitet. Bis heute sind bereits mehr als 45.000 Arten beschrieben. Trotz dieser hohen Artenzahl kann es als sicher gelten, dass das noch immer weniger als ein Zehntel aller rezenten Arten ist und somit zumindest 9/10 der Weltarten noch ihrer Entdeckung harren. Bei den Acari handelt es sich durchwegs um Tiere mit geringer Körpergröße, d. h. es ist in allen Gruppen das Phänomen der „Verzwergung" festzustellen. Die größten Arten sind unter den Zecken zu finden und erreichen bis zu 30 mm Körperlänge. Aber das sind die seltenen Ausnahmen, denn die Mehrzahl der Milben weist eine Länge von maximal 2 mm auf. Das ist vergleichsweise noch immer groß, denn nach unten zu sind fast keine Grenzen gesetzt. Die heterostigmaten Milben beispielsweise sind noch um eine Zehnerpotenz kleiner. Die Körperlänge der kleinsten Milbenarten, etwa der Gallmilben (Eriophyidae) liegt sogar unter 0,1 mm. Mit der Reduzierung der Körpergröße ist keineswegs eine Einschränkung der Lebensäußerungen verbunden. Die Milben sind jene Gruppe unter den Arachniden, welche nicht nur die größte Artenzahl aufweist, sondern die auch die unterschiedlichsten Lebensräume erobert hat, nämlich den Boden und das Süß- bzw. Meerwasser; Milben mit parasitischer Lebensweise befallen tierische und pflanzliche Organismen sowie nicht selten auch den Menschen. Als Resultat aus einer derart breiten „adaptiven Radiation" präsentieren sich die Milben in einer außerordentlichen Vielfalt sowohl im äußeren Erscheinungsbild als auch in den Lebensäußerungen wie z. B. der Ernährungs-, Fortpflanzungs- und Entwicklungsbiologie. Die überwiegende Mehrzahl der bekannten Milbenarten lebt am und im Boden und zwar ist es vor allem die Laubstreuschicht, die den wohl wichtigsten Lebensraum der Bodenmilben darstellt. Individuendichten von 50.000 bis 250.000 oder mehr Milben pro Quadratmeter in den oberen 10 cm Boden sind absolut nichts Ungewöhnliches. Den höchsten Artenreichtum und die höchste Populationsdichte findet man bei freilebenden terrestrischen (= bodenbewohnenden) Milben also in den organischen Schichten der Böden, wo sie den zahlenmäßig dominanten Anteil der Arthropoden-Mesofauna bilden. Auch kann der Arten-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

reichtum in derartigen terrestrischen Lebensräumen ungewöhnlich hoch sein. Der Begriff „terrestrisch" geht noch über den Boden hinaus, ist also weiter gefasst, da Milben, die auf Bäumen oder im Moos- und Flechtenbewuchs von Hausdächern zu finden sind, ebenfalls noch als „terrestrisch" bezeichnet werden.

Die hohe Diversität und fallweise hohe Individuendichte der Milben ist mit einer beachtlichen ökologischen Bedeutung gekoppelt. Es sei an dieser Stelle an die positive Rolle von Bodenmilben beim Abbau des auf und in den Boden gebrachten pflanzlichen („Bestandesabfall") und tierischen Abfalles erinnert; von ebenso hoher Bedeutung ist die aus menschlicher Sicht „unrühmliche" Rolle von human- und tierpathogenen Milben sowie von Milben, die als Parasiten und Schädlinge (i.w.S.) weltweit in Erscheinung treten.

Es wäre überraschend, würde sich eine Tiergruppe mit derart vielfältigen Lebensweisen nicht auch unterschiedlicher Verbreitungsmechanismen bedienen. Es seien an dieser Stelle nur zwei genannt, nämlich die Winddrift und die Phoresie.

Eine ganz wesentliche Rolle dürfte die Verdriftung durch den Wind spielen. Ganz konkrete Hinweise darauf liefern die Pflanzengallen erzeugenden Milben der Familie Eriophyidae, die ausschließlich durch Winddrift in neue Lebensbereiche gelangen. Der Nachweis dafür gelang im Zuge der Analyse des Mageninhaltes von Mauerseglern, in dem sich auch Gallmilben befanden. Diese Kleinarthropoden sind offensichtlich Teil des „Luftplanktons", was vermutlich auch noch für zahlreiche andere Milbengruppen zutreffen dürfte.

Phoresie ist bei Milben häufig zu beobachten und ist, entsprechend dem Vorkommen in verschiedensten Verwandtschaftsgruppen oftmals ganz unabhängig voneinander entstanden. Phoresie kennt man von nahezu allen Großgruppen der Milben, und zwar den Gamasida, Actinedida, Acaridida und, wenngleich vergleichsweise selten, auch von den Oribatida (Hornmilben) (WOOLEY 1969; NORTON 1980).

Phoresieverhalten zeigen nicht ausschließlich adulte (= erwachsene) Tiere. Häufig übernimmt im Entwicklungszyklus einer Art ein Jugendstadien, die Deutonymphe (Wandernymphe), die Aufgabe, via Phoresie neue Lebensbereiche aufzusuchen.

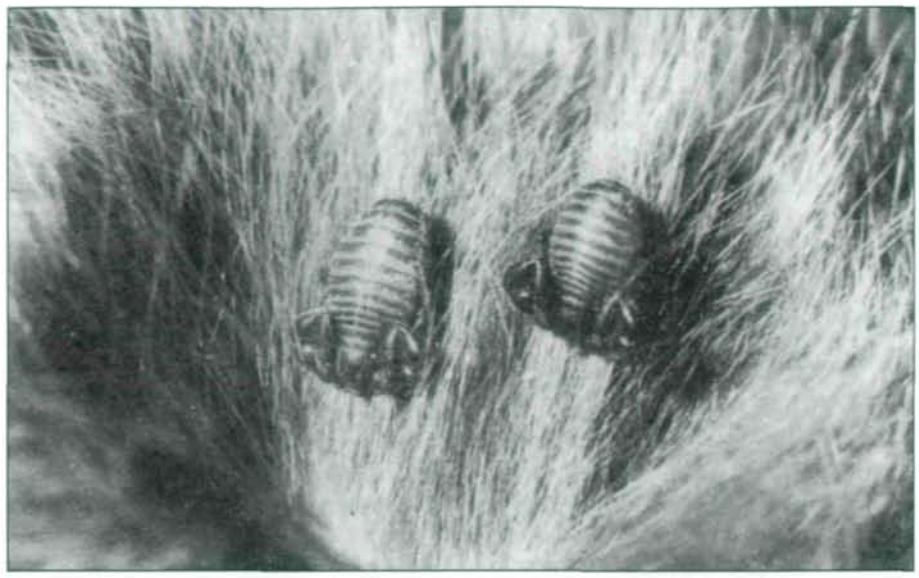


Abb. 4: Phoretische Pseudoskorpione (*Megachernes himalayensis*) im Fell der hochgebirgsbewohnenden Ratte *Rattus rattoides*. Aus MARTENS (1975).

Spinnentiere als Phoresiewirte von Milben

Parasitische Milben sind auf manchen Spinnentiergruppen, wie z. B. den Weberknechten nicht allzu selten anzutreffen; hingegen gibt es nur wenige Nachweise über echte Phoresiegemeinschaften zwischen Spinnentieren.

Milben auf Ricinulei (Kapuzenspinnen)

EBERMANN & PALACIOS-VARGAS veröffentlichten 1988 eine neue Milbenart (*Im-*

Abb. 5: Fossiler phoretischer Pseudoskorpion auf einem Kernholzkäfer (Platypodidae), in Dominikanischem Bernstein. Aus SCHLEE (1980, verändert).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

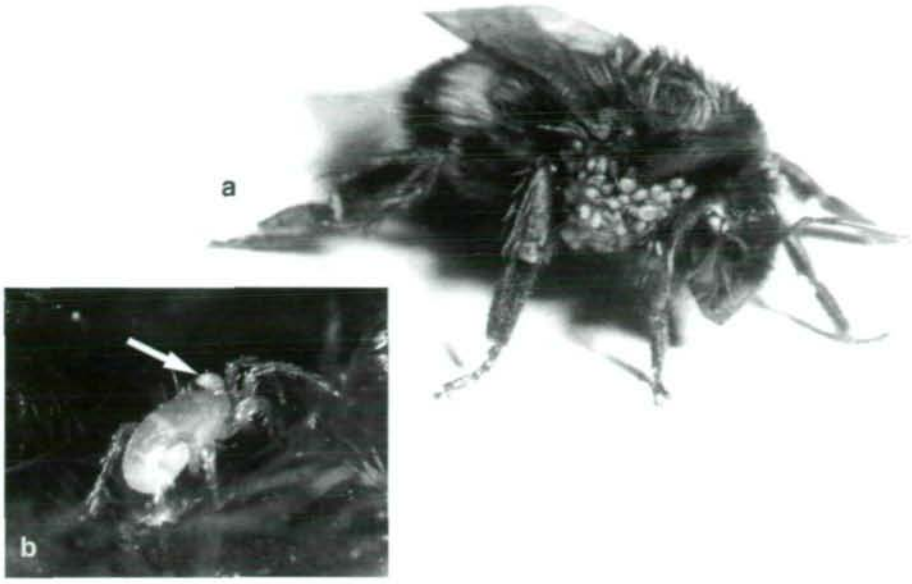


Abb. 6: **a**: Hummelkönigin (*Bombus terrestris*) mit phoretischen Raubmilben (*Parasitus* sp.). **b**: Beispiel für Hyperphoresie – Phoretische Raubmilbe (*Parasitus* sp.) im Hummelpelz mit phoretischer Milbe (*Scutacarus* sp.) (Vergrößerung aus a).

paripes tocatlphilus, Scutacaridae), die eine seltene, in mexikanischen Höhlen lebende Kapuzenspinnenart (*Cryptocellus boneti*) als Phoresiewirt nutzt. Dieses Beispiel mag kurios anmuten, da die Ricinulei durch eine in der Regel sehr langsame, träge Fortbewegungsweise ausgezeichnet sind. Die Wahl eines flugunfähigen, wenig mobilen Transporteurs legt den Schluss nahe, dass diese Tragegemeinschaft opportunistischen Charakter trägt. Offensichtlich herrscht in dem betreffenden Lebensraum Mangel an verfügbaren Phoresiewirten und die Kapuzenspinnen stellen unter den vorherrschenden Bedingungen eine der wenigen alternativen Vektoren dar.

Milben auf Araneae (Webspinnen)

Absolut selten sind Transportverhältnisse zwischen Webspinnen und Milben. VINCENT & RACK (1983) entdeckten erstmals phoretische Milben auf Webspinnen: Eine Art der Familie Pygmephoridae ist mit einer im Boden lebenden, kalifornischen Spinne (Antrodiaetidae) vergesellschaftet und nutzt diese auch als Transporteur. EBERMANN & GOLOBOFF (2002) veröffentlichten ähnliches aus Argentinien von zwei Arten der Familie Scutacaridae, die bodenbewohnende Spinnen der Familie Nemesiidae als Phoresiewirte nutzen. Diese Tragegemeinschaften kommen dadurch zustande, dass die Milben ihren Entwicklungszyklus in den im Boden befindlichen Wohnröhren der Spinnen vollenden und sich schließlich von den auswandernden Jungspinnen verschleppen lassen. Das Zustandekommen derartiger Interaktionen liegt in der weitgehenden Deckungsgleichheit der Wohnsubstratansprüche von Bodenspinnen und Bodenmilben begründet.

Milben auf Milben

Zwei ebenfalls zu den Scutacaridae gehörigen Milbenarten, nämlich *Scutacarus acarorum* und *S. deserticolus* leben bevorzugt in den Nestern von bodenbewohnenden Hummeln (CHMIELEWSKI 1971; EBERMANN 1991a, 1992). Sie ernähren sich dort vom Inhalt der auf dem Detritus üppig gedeihenden Hyphen Niederer Pilze. Der Artname „*acarorum*" weist auf eine Eigenart hin, die beiden genannten Arten gemeinsam ist, nämlich im Nest coexistierende Angehörige der Gamasina (Raubmilben) als Transporteure zu nutzen. Mit dem Aussterben der Hummelpopulationen im Spätsommer und Herbst suchen sich die einzig überlebenden Königinnen ein Winterquartier. Solche Tiere sind häufig vollbeladen mit Raubmilben (Abb. 6a), welche die Überwinterungsphase im Winterquartier auf der Königin verbringen. Erst im zeitigen Frühjahr, wird die Königin im Verlaufe der Neugründung eines Nestes verlassen. Eine nähere Inspektion der auf den Hummelköniginnen festsitzenden Milben zeigt, dass auch die beiden genannten *Scutacarus*-Arten auf den Königinnen überwintern und im dichten „Pelz" des Thoraxbereiches sowie auf den Flügeln, aber ebenso häufig auch auf den Raubmilben selbst sitzen (Abb. 6b). Den beiden Scutacariden-Arten stehen offensichtlich zwei alternative Transporteure zur Verfügung, nämlich Hummel oder Raubmilbe. Im letztgenannten Fall agiert das Phoresie ausübende Tier gleichzeitig selbst als Transporteur. Ein derartiges Phänomen wird als **Hyperphoresie** bezeichnet. Einer eigenen Beobachtung zufolge wurden von einer Hummel zur selben Zeit sogar drei auf bzw. übereinander sitzende Transportgäste befördert, in der Abfolge Hummel-Raubmilbe-Scutacaride-Deutonymphe einer Anoetide (Acaridida).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Anderweitige Phoresiewirte

Wie bereits gezeigt, agieren Spinnentiere nur selten als Tragewirte für Milben (s. o.); noch seltener scheinen Isopoda (Landasseln) (COLLOFF & HOPKINS 1986) oder Myriopoda („Tausendfüßer") (RACK 1979) Transportgemeinschaften mit Milben zu bilden, obwohl sich der Lebensraum der potenziellen Partner oftmals deckt.

Es sind in überwiegendem Maße Insekten, die in recht vielfältiger Weise in den Lebenszyklus der Milben eingebunden werden. Insekten sind einerseits häufig Attacken von parasitischen Milben ausgesetzt, andererseits kennt man aber auch zahllose Beispiele für „harmlose" phoretische Gemeinschaften zwischen Insekten und Milben (DELFINADO & BAKER 1976; KRANTZ 1978; EICKWORT 1990; SAMŠIŇÁK 1991) oder Gemeinschaften mit möglicherweise sogar mutualistischem Charakter (OCONNOR 1993).

Die Auswahl des geeigneten Tragewirtes hängt von verschiedensten Parametern ab. Manche Milbenarten sind aufgrund der engen Verkoppelung ihres Entwicklungszyklus mit dem ihres „ganz spezifischen" Tragewirtes allein auf diesen angewiesen und besitzen damit eine hohe Wirtsspezifität. Stellvertretend für zahllose andere Beispiele sei hier die „Käfermilbe" *Parasitus coleoptratorum* genannt, die sehr eng an die Entwicklung des Mistkäfers *Geotrupes stercorarius* gebunden ist und nur bei Einschaltung in dessen Fortpflanzungszyklus überlebensfähig ist (eine detailliertere Erläuterung dieses Beispiels findet sich weiter unten). Das andere Extrem, nämlich eine ausgeprägt opportunistische Wirtswahl zeigt die auf verrottetenden, schimmeligen Substanzen lebende Scutacariden-Art *Imparipes (S.) dispar* (EBERMANN unveröff.). An einem einzigen Untersuchungsstandort hat diese Milbenart Transportinsekten aus insgesamt 15 Dipteren (Fliegen)-, Hymenopteren (Hautflügler)- und Coleopteren (Käfer)-Familien genutzt. Da sich der Substratanspruch aller von *I. dispar* genutzten Transportinsekten mit dem der Milbe deckt, kann sie sich diese opportunistische Wirtswahl zu ihrem eigenen Vorteil „leisten". Das zur Verfügung stehende breite Spektrum an Tragewirten minimiert das ansonsten mit jeder hohen Tragewirtsspezifität einhergehenden Risiko, nämlich nicht auf den „richtigen" Transporteur zu treffen.

Analog zu den oben genannten bodenbewohnenden Spinnen bieten auch Insekten, deren Nester im Boden angelegt sind, ideale Lebensräume für Milben und schaffen gute Vorbedingungen für die Entwicklung von Tragegemeinschaften. An erster Stelle seien hier die Hymenoptera genannt (EICKWORT 1990). Aus den Bodennestern der Ameisen (HÖLLDOBLER & WILSON 1990) und sozialer oder solitärer Bienen und Wespen (CHMIELEWSKI 1971; EICKWORT 1979; KUHLMANN 1998; FAIN & PAULY 2001; EBERMANN & FAIN 2002) sind weltweit unzählige Milbenarten beschrieben, die von ihren Gastgebern im wahrsten Sinne des Wortes profitieren: Die Milben finden im Nest des betreffenden Wirtes Schutz und auch bei unterschiedlichster Ernährungsweise (räuberisch, parasitisch, saprophag = in Zersetzung begriffene organische Substanz fressend, koprophag = Exkremente fressend, fungiphag = pilzfressend usw.) ausreichend Nahrung. Viele derartige Lebensgemeinschaften von Aculeata und Milben sind durch die enge Verzahnung der jeweiligen Entwicklungszyklen gekennzeichnet und mit einer „zyklischen Phoresie" (ATHIAS-BINCH 1995) gekoppelt. Mit Beginn der Eiablage des Tragewirtes wird dieser von den Milben verlassen. Sie und die eigenen, in der Folge produzierten Nachkommen ernähren sich von den im Wirtsnest verfügbaren Ressourcen, beispielsweise Pollen, Niedere Pilze, Nematoden (Fadenwürmer) oder Entwicklungsstadien des Wirtes. Die juvenilen Milben schließen ihre Entwicklung zu dem Zeitpunkt ab, bei dem sich auch die Nachkommen des Wirtes zum Adultus wandeln und ab diesem Zeitpunkt als „neue" Tragewirte zur Verfügung stehen (EICKWORT 1979, 1994). Neben Hymenopteren sind es vor allem Dipteren und Coleopteren (RAPP 1959; NORTON 1973; SAMŠIŇÁK 1984; EBERMANN 1988; KUROSA 1991), die verschiedensten Gruppen als Tragewirte dienen.

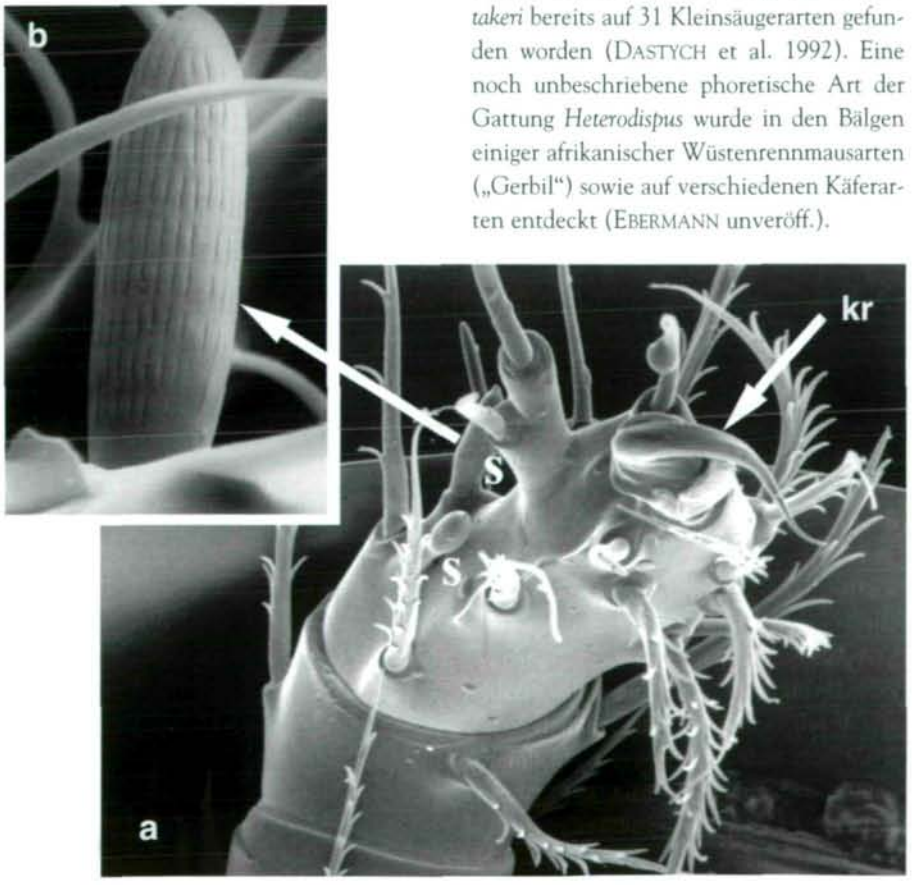
Auch Bodennester von Kleinsäugern bieten offensichtlich ähnliche Attraktivitäten wie die oben genannten Hymenopteren-Nester. Weltweit konnten parasitische, aber auch zahlreiche Phoresie ausübende Mil-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 7: Pseudostigmatisches Organ (Trichobothrium) einer Scutacaride (*Lophodispus* sp.).

benarten aus Nestern und den Bälgen diverser Säugerwirte gesammelt und beschrieben werden (KRCZAL 1959; MAHUNKA 1973; RACK 1975; SMILEY & WHITAKER 1979; DASTYCH et al. 1992). Manche dieser Milbenarten zeigt keine Bindung an eine spezifische Wirtsart; so ist beispielsweise die in Nordamerika beheimatete *Pygmephorus whitakeri* bereits auf 31 Kleinsäugerarten gefunden worden (DASTYCH et al. 1992). Eine noch unbeschriebene phoretische Art der Gattung *Heterodispus* wurde in den Bälgen einiger afrikanischer Wüstenrennmausarten („Gerbil") sowie auf verschiedenen Käferarten entdeckt (EBERMANN unveröff.).

Abb. 8: **a**: Erstes Bein einer Milbe (*Imparipes* sp.) mit Kralle (kr) und Solenidien (s). **b**: Solenidion mit Schlitzporen (Vergrößerung aus a); Länge des Solenidions ca. 0,01 mm.



Anpassungserscheinungen an das Phoresieverhalten

Alle zur Phoresie befähigten Milbengruppen weisen ein mehr oder weniger komplexes Gefüge morphologischer und physiologischer Anpassungen sowie adaptierter Verhaltensweisen auf (LINDQUIST 1975; ATHIAS-BINCHE 1994). Sie stehen als evolutive Antwort auf den durch die Transportrisken resultierenden Selektionsdruck, der auf den Phoronten lastet: Ein primäres Gefahrenpotenzial liegt im **Nichterreichen der angepeilten Destination**, beispielsweise durch Auswahl des „falschen" Transporteurs. Gleichermaßen ist auch der Aufenthalt der Milben auf ihrem Wirt mit Risken verbunden. Bei langen, manchmal bis mehrere Monate andauernden Transporten drohen vor allem **Austrocknung** sowie unfreiwillige **Entfernung vom Tragewirt** im Zuge der bei Insekten und Spinnentieren üblichen Körperreinigung.

Das **Auslösen des Phoresieverhaltens** wird durch die Substrateigenschaften bestimmt. In der Regel erhöht abnehmende Qualität der Nahrungsressourcen die Bereitschaft zum Phoresieverhalten. Bei den Acaridida führt zunehmende Trockenheit zur Ausbildung der phoretischen Wandernymphe.

Erkennen des potenziellen Tragewirtes

Milben besitzen Sinnesorgane, die zur differenzierten Wahrnehmung von Luftströmungen und Gerüchen befähigen. Luftströmungen werden von spezialisierten Sinneshaaren registriert. Diese setzten bei mechanischer Ablenkung nervöse Reizimpulse frei, die wiederum in adäquate Information für das Tier umgesetzt werden. Bei den Acariformes finden sich zwei derartige, zumeist keulen- oder spindelförmig verdickte Sinneshaare, die als Pseudostigmatische Organe oder Trichobothrien bezeichnet werden (Abb. 7). Als Geruchssinnesorgane dienen sogenannte Solenidien. Es sind das an das Nervensystem angebundene, haar-, zapfen- oder spindelförmige Organe, die vor allem am ersten Beinpaar lokalisiert sind (Abb. 8a). Ihre Oberfläche ist mit Reihen von punkt- oder schlitzförmigen Poren versehen,

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

die zur Aufnahme von Duftmolekülen dienen (Abb. 8b). Bodenerschütterungen und Luftströmungen führen zu gesteigerter „Aufmerksamkeit" der Milben (KORN 1983). Diese äußert sich bei manchen Heterostigmata in einem auffälligen Appetenz (= Warte)-Verhalten (BINNS 1979; EBERMANN & RACK 1982): Die Milben stellen sich hoch und strecken die vorderen drei Beinpaare – wohl zum Zweck der effektiveren Erfassung von Duftmolekülen – weit vom Körper ab (Abb. 9). Milben mit ausgeprägter Wirtsspezifität können den Geruch „ihres" Wirtes erkennen. Die Bedeutung olfaktorischer (geruchlicher) Wahrnehmung wird von RAPP (1959) anschaulich am Beispiel des Entwicklungszyklus der Gamasiden-Art *Parasitus coleoptratorum* dargestellt, die eine enge Assoziation mit dem Mistkäfer *Geotrupes stercorarius* eingegangen ist. Die Milben sind räuberisch und ernähren sich von Dung bewohnenden Nematoden (Fadenwürmer). Die phoretischen Deutonymphen lassen sich von den Käfern zu frischen Dunghaufen großer Pflanzenfresser transportieren (Abb. 10). In diesem speziellen Lebensraum findet die Entwicklung der Käfer **und** der Milben statt. Austrocknende Dunghaufen werden von den Käfern und phoretischen Milben wieder verlassen. Die Milben sind fähig, bei ruhender Luft ihren Wirt schon im Abstand von 2 cm an seinem spezifischen Geruch zu erkennen. Dieser Geruch löst das Besteigen des Wirtes aus. Tote Mistkäfer werden außerhalb des Dunges innerhalb von einem Tag von den aufsitzenden Milben verlassen, d.h. dass mit Ausbleiben des olfaktorischen Auslösungsreizes das Phoresieverhalten aufhört. Auf den Geruch von frischem Dung reagieren die Milben allerdings mit sofortigem Verlassen ihres Transporteurs. Frischer Dung löst die Häutung zum adulten Tier aus und hemmt das Phoresieverhalten; er ist also gewissermaßen „stärker" als der Geruch des Käfers. In altem, ausgetrockneten Dung hingegen ist die Bereitschaft zur Phoresie sehr hoch. Es hat sich hier augenscheinlich ein verfeinertes Suchsysteme für das Erkennen des „richtigen" Wirtes und der geeigneten Destination entwickelt. Opportunistische Milben ohne Wirtsspezifität hingegen, wie z.B. die oben genannte Art *Imparipes dispar* zeigen keine Geruchspräferenzen für ihre Phoresiewirte. Appetenzverhalten zei-

Abb. 9 : Phoretische Milbe (*Petalomium fimbrisetum*) in Warteposition (Appetenzverhalten); Körperlänge ca. 0,28 mm.

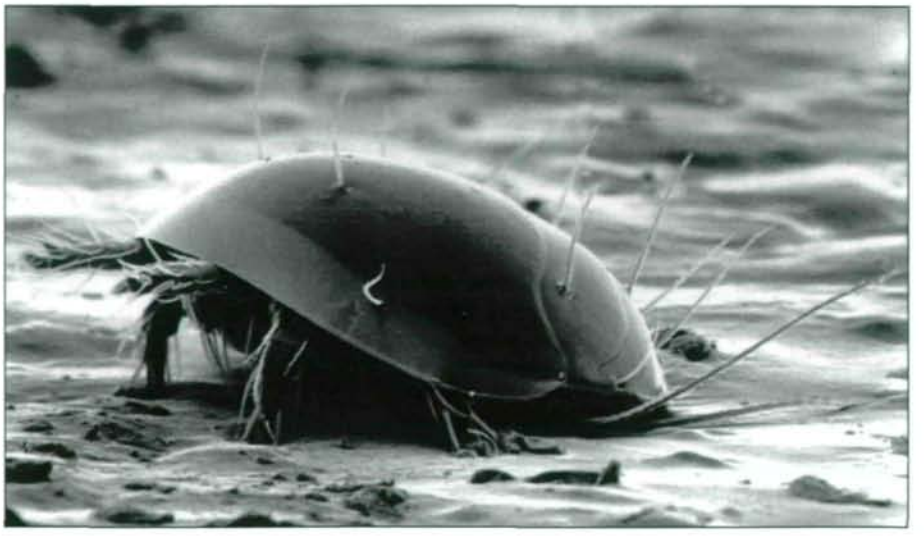
Abb. 10: Unterseite des Mistkäfers *Geotrupes stercorarius* mit Deutonymphen der Raubmilbe *Parasitus coleoptratorum*; Länge des Käfers 22 mm. Aus RAPP (1959).

gende Weibchen von *I. dispar* können im Experiment mit einer geruchsneutralen, aber schnell bewegten Metallnadel zum Besteigen der Nadel animiert werden (EBERMANN unveröff.).

Phoretische Stadien besitzen oft ein stärker sklerotisiertes Integument und sind dadurch in der Lage, längerer Trockenheit wirksamer zu begegnen. Eine andere, oft genutzte Option ist das Aufsuchen von austrocknungsgeschützten Körperteilen des Wirtes.

Eine weitere Bedrohung liegt im Abgeputztwerden. Milben haben dagegen mehrere, ganz verschiedene „Strategien" entwickelt. Dazu gehört vor allem eine „optimierte" Körpergestalt und ein effizienter Festhal-

Abb. 11: Scutacariden-Weibchen (*Imparipes* sp.) mit helmartigem Panzer; Länge ca. 0,18 mm.



© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

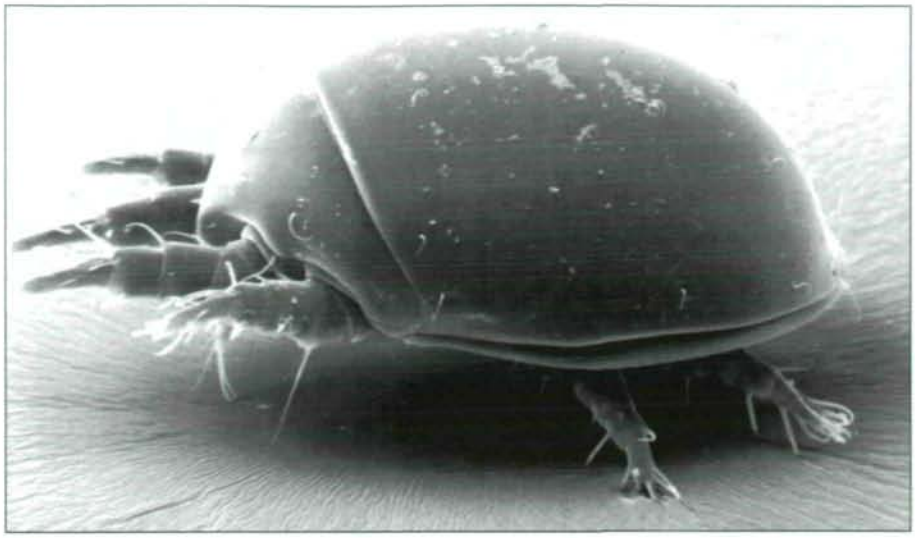


Abb. 12: Wanderform (Hypopus) von *Sancassania* sp. mit helmartigem Panzer; Länge ca. 0,20 mm. Foto: M. WALZL.

teapparat. Zur Phoresie befähigte Milbenarten zeigen selbst in verschiedensten Verwandtschaftsgruppen eine bisweilen erstaunlich uniforme Gestalt. Die helmartige Ausprägung des Körpers der Scutacaridae (Abb. 11), der Wandernymphen der Acaridida (Abb. 12) und mancher Uropodina (ELZINGA 1978) lässt sich als geradezu ideale Adaptation gegen Attacken des Tragewirtes deuten (Abb. 13).

Abb. 13: Kopf einer Ameise (*Lasius flavus*) mit phoretischer Milbe (*Scutacarus* sp.); Länge der Milbe ca. 0,15 mm.

Die Befestigung am Wirt

Im Folgenden werden die wichtigsten effizienten Festhaltetechniken phoretischer Milben beispielhaft vorgestellt.

a) Krallen

Einen hoch spezialisierten Festhalteapparat stellen die Krallen des ersten Beinpaares bei den Pygmephoroidea dar: Eine manchmal stark vergrößerte klauenförmige Kralle und ein basales Widerlager je Bein bilden eine zangenartige Apparatur (EBERMANN 1991a; DASTYCH & RACK 1993), mit der sich die Tiere an Körper- bzw. Beinborsten von Arthropoden oder an Säugerhaaren festklemmen (Abb. 14a). Erst die elektronenmikroskopische Analyse solcher Krallenapparate lassen die bis ins Detail perfekt ausmodellierten Strukturen erkennen. Bei *Scutacarus deserticolus* sind die Unterseite des Krallenbogens und die Innenseite des Widerlagers mit einer schräg verlaufenden Riefung versehen (Abb. 14b); daraus resultiert beim Umklammern einer Borste eine Erhöhung des Rutschwiderstandes. Manche Arten befestigen sich mit ihrem Krallenapparat an den Falten weichhäutiger Körperabschnitte ihrer Insektenwirte. Manche phoretische Arten weisen ein verstärktes erstes Beinpaar auf und zwar entweder durch eine Verdickung des äußersten krallentragenden Beingliedes oder durch Verschmelzen der zwei äußeren Glieder. Soferne einzelne Krallen oder Krallenpaare an den übrigen drei Beinpaaren vorhanden sind, werden auch diese häufig zusätzlich zur Verankerung an den Körperborsten des Transporteurs eingehakt.

Dank derartiger effizienter Befestigungsmechanismen können auch an exponierten Körperstellen sitzende Milben dem Putzen des Wirtes widerstehen (Abb. 15).

b) „Sonderfall" Mesoplophoridae

Einige zu den bodenbewohnenden Euptyctima (Oribatida) gehörige Arten besitzen zwischen dem Prosoma (= Vorderkörper) und Opisthosoma (= Hinterkörper) eine Artikulation, die ein taschenmesserartiges Zusammenklappen der Tiere mit gleichzeitigem Einziehen der Laufbeine er-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

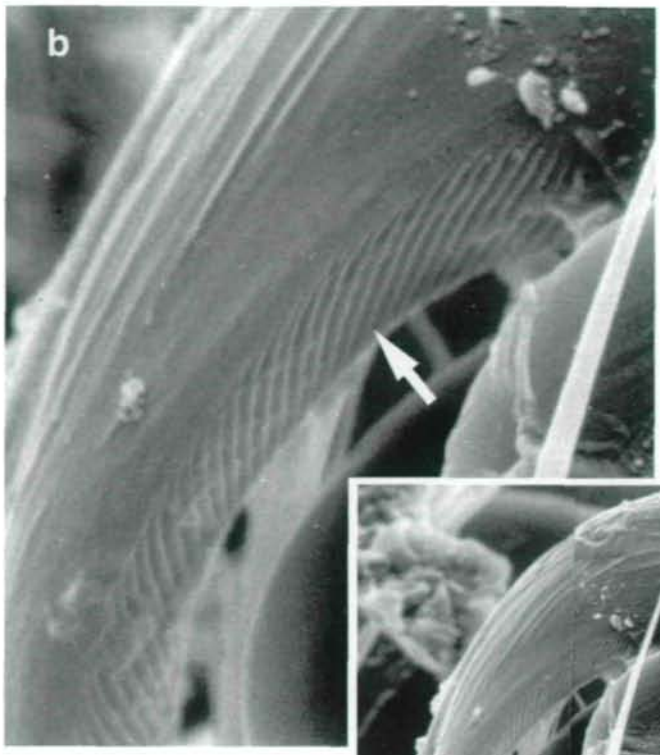
möglicht. Diese als **Ptychoidie** bezeichnete Verhaltensweise dient gleichermaßen als Schutzmechanismus gegen räuberische Attacken („Totstellen") **und** Austrocknung (Abb. 16a, b). NORTON (1980) entdeckte, dass einige *Mesoplophora*-Arten Phoresie-Verhalten zeigen und eben diesen Klappmechanismus auch zum Befestigen an Käfern der Familie Passalidae verwenden. Dabei schlägt der untere Teil des Vorderkörpers (= Aspis) der Milbe um eine Körperborste des Käfers und drückt schraubstockartig gegen die mit zwei Noppen versehene Genitalplatte. Auf diese Weise wird die Borste so fest eingeklemmt, dass für die Dauer des phoretischen Transportes eine stabile Befestigung der Milbe an ihren Transporteur gewährleistet ist (Abb. 16c).

c) Saugplatte

Einige Gruppen der Acaridida, zu denen unter anderem zahlreiche Vorratsschädlinge und Parasiten gehören, haben eine charakteristische Wanderform entwickelt. Diese wird stets durch das zweite Jugendstadium, die Deutonymphe repräsentiert. Dieser „Hypopus" ist gegen Umwelteinflüsse wie Trockenheit und Temperatur widerstandsfähig und weist, je nach Gruppenzugehörigkeit, unterschiedliche Festhalteeinrichtungen auf (FAIN 1971). Acaroidea und Anoetoidea besitzen eine am ventralen Abdomen befindliche, mit runden Saugnäpfen besetzte Platte, die sich in vorzüglicher Weise zum Anheften an die glatte Körperoberfläche ihrer Arthropoden-Transporteure eignet (Abb. 17). Hypopen der Familie Glyciphagidae (Labidophorinae) nutzen hingegen Säugetiere als Tragewirte und besitzen anstelle einer Saugplatte zwei Paar viel zweckmäßigere, mit Querrillen versehene „Greifer", die zum Festklemmen an den Haaren des Wirtes dienen (Abb. 18).

d) Sekretstiel

Einige Gruppen der bodenbewohnenden Uropodina (wegen ihrer Körpergestalt und trägen Fortbewegungsweise auch als „Schildkrötenmilben" bezeichnet) besitzen Deutonymphen, die einen höchst spezifischen Befestigungsmechanismus aufweisen. Sie scheiden unmittelbar nach Besteigen ihres Wirtes



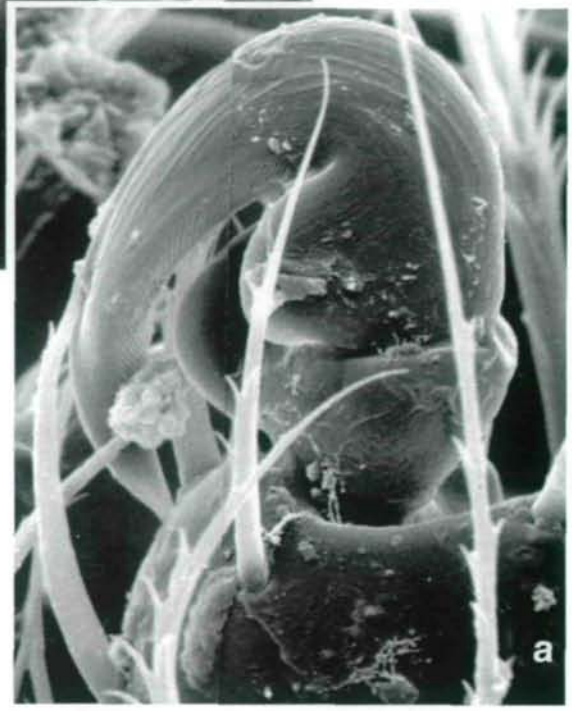


Abb. 14: **a**: Festhalteapparat des ersten Beines (*Scutacarus deserticolus*). **b**: Krallenunterseite mit Riefung (Detail aus a); Länge der Kralle ca. 0,02 mm.

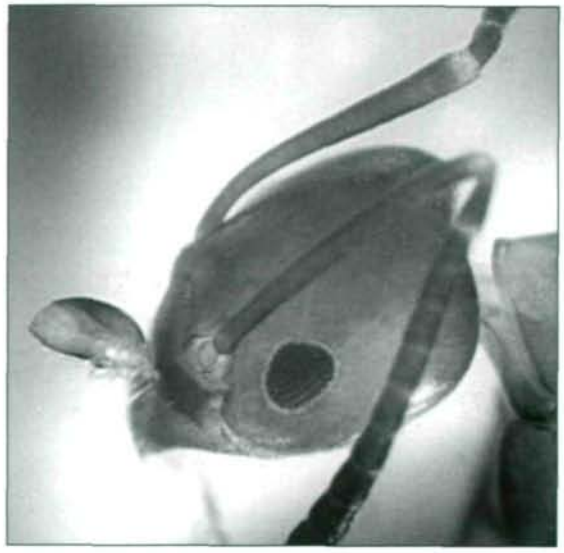


Abb. 15: Ameisenkopf (*Lasius*) mit extrem exponierter phoretischer Milbe (*Thaumatopelvis reticulatus*).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

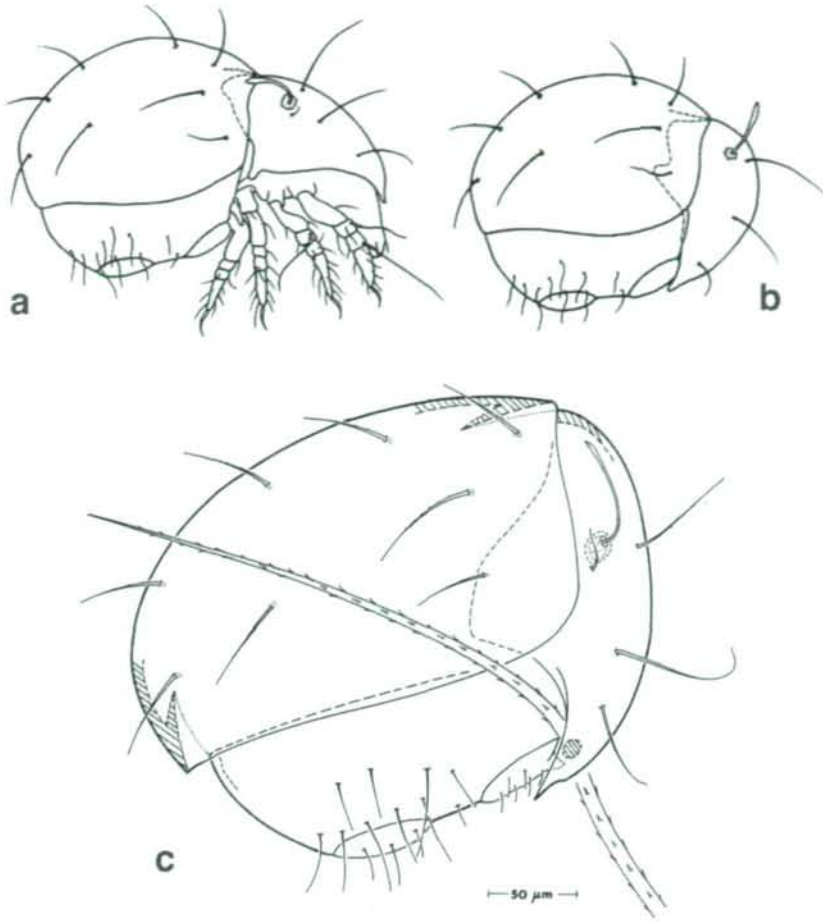
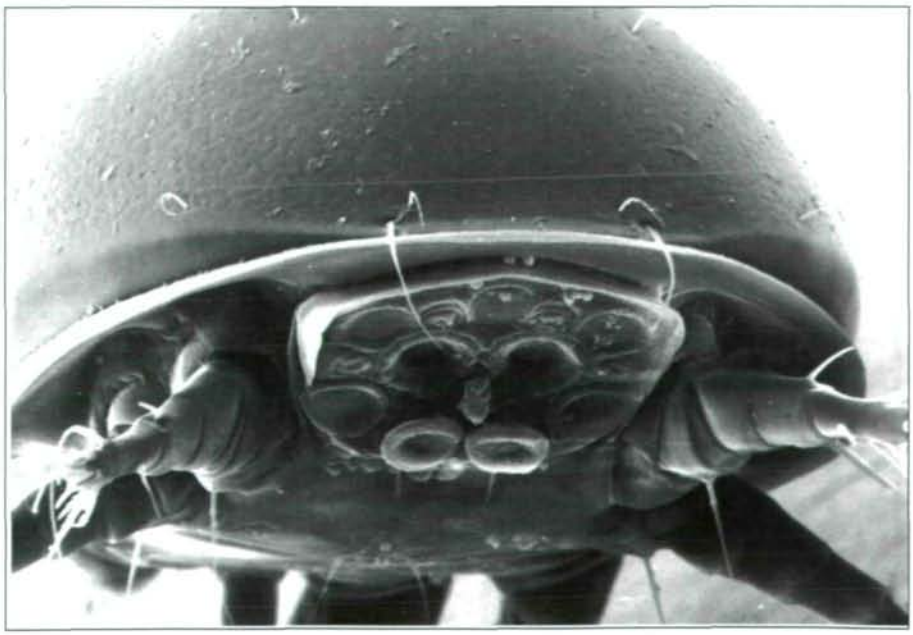


Abb. 16: Oribatide (*Mesoplophora*) beim Laufen (**a**), beim Totstellen (**b**) und während des phoretischen Transportes (**c**). Die Borste des Transportwirtes wird mit der Aspis umklammert. a, b aus SCHALLER (1962), c aus NORTON (1980, verändert).

Abb. 17: Wanderform (Hypopus) von *Sancassania* sp. (Fam. Acaridae), ventrale Platte mit Saugnäpfen (Hinteransicht von Tier in Abbildung 12). Foto: M. WALZL.



aus einer am Körperhinterende gelegenen Analdrüse einen Sekrettropfen ab. Durch Antupfen an der Insekten-Kutikula und rasches Hochziehen des eigenen Hinterleibes entsteht ein sich rasch verfestigender Sekretstiel, der eine stabile Befestigung der Milbe auf dem Wirt gewährleistet (Abb. 19a–d, 20; FAASCH 1967). Andere Uropodinen-Arten der Familie Polyaspididae befestigen sich an ihrem Tragewirt mittels Beinkrallen und Mundwerkzeugen. Eine weitere Gruppe der Uropodina hat sich auf das Zusammenleben mit südamerikanischen Treiberameisen (Dorylinae, Ecitonini) spezialisiert. ELZINGA (1978) hat in mehreren Gattungen Sonderanpassungen an den phoretischen Transport entdeckt. Die Milben befestigen sich mittels ihrer Beinkrallen am Körper oder auf den Beinen der Ameisen und haben in einer erstaunlichen Vielfalt „optimierte" Umformungen des Körperpanzers, versehen mit rutschfesten Strukturen, entwickelt.

Milben ohne „Festhalteapparat"

Bei weitem nicht alle phoretische Wanderstadien sind mit einer Festhalteeinrichtung ausgestattet. Beispielsweise haben Deutonymphen und phoretische adulte Gamasina sowie manche Arten der Pygmephoridae (RACK 1979; COLLOFF & HOPKIN 1986) keine strukturelle Vorrichtung entwickelt, um sich an ihren Transporteuren zu befestigen. Alternativ wird in diesen Fällen häufig eine „Verbergestrategie" verfolgt. Die Milben besetzen für den Tragewirt schwer oder nicht erreichbare Körperbereiche, beispielsweise an und zwischen den Bein-Coxen oder den Flügelbasen. Besonders attraktiv sind für manche Milbengruppen, z.B. den Gamasida und Tarsonemina, die durch die harten Deckflügel geschützen Tergite des Abdomens bei Käfern; ebenso bevorzugt wird auch die Innenseite der Deckflügel aufgesucht. In seltenen Fällen dienen spezielle Körperhohlräume des Transporteurs („Acarinarien", s. u.) als Aufenthaltsort während des Transportes.

„Einnischung" auf dem Wirt

Ganz allgemein gilt, dass phoretische Stadien häufig artspezifische Präferenzen

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

bezüglich des Aufenthaltsbereiches am Tragewirt aufweisen (Abb. 21a–c). Derartig bevorzugte Körperstellen sind beim Transport größerer Individuenzahlen durch die Bildung von Aggregationen gekennzeichnet (Abb. 20, 22a, b).

Arten der Milbengattung *Archidispus* (Scutacaridae) sind häufige Transportgäste von Laufkäferarten, die in feuchteren Lebensbereichen wie Fluss- oder Teichufern vorkommen. Während sich manche *Archidispus*-Arten während des Transportes unter den Flügeldecken des Käfers geschützt, auf der Oberseite des Abdomens verbergen (KARAFIAT 1959; KUROSA 1977), ziehen sich andere Arten derselben Gattung während des Transportes in die tief eingezogenen, häutig ausgekleideten dorsalen und ventralen Vorder- und Hinterränder des Thorax (= Bruststück) zurück: Bei der Untersuchung von mehreren Hundert Laufkäfern der Gattung *Bembidion* an einem Flusslauf in Südkärnten stellte sich heraus, dass der vordere und hintere Thoraxbereich der Käfer häufig von zwei *Archidispus*-Arten (*A. magnificus*, *A. sugiyamay*) frequentiert ist, wobei *A. magnificus* stets den Vorderrand besiedelt, *A. sugiyamay* stets den Hinterrand (PROKSCH et al. 2003). Die beiden Bereiche scheinen für spezifische Gäste gewissermaßen „reserviert" zu sein. Worauf diese hochsignifikant ausgeprägte Präferenz für das eine oder andere Mikrohabitat zurückzuführen ist bzw. wie die Milben das Vorder- und Hinterende des Thorax überhaupt unterscheiden können, ist noch völlig unklar.

Bei manchen Holzbienen und Faltenwespen ist der Thorax und/oder das dorsale Abdomen mit einer oder mehreren „Milbenkammern" oder „Acarinarien" ausgestattet. Diese mehr oder weniger tiefen Hohlräume sind stets von einer oder mehreren Milbenarten besetzt (Abb. 23). Die Milben verlassen ihren Wirt in dessen Nest ausschließlich zum Zweck der Fortpflanzung. Die bisweilen hochspezifische Beziehung zwischen Wirt und den in Acarinarien beförderten Milben geht über die „normale" Phoresie hinaus und wird fallweise als para-

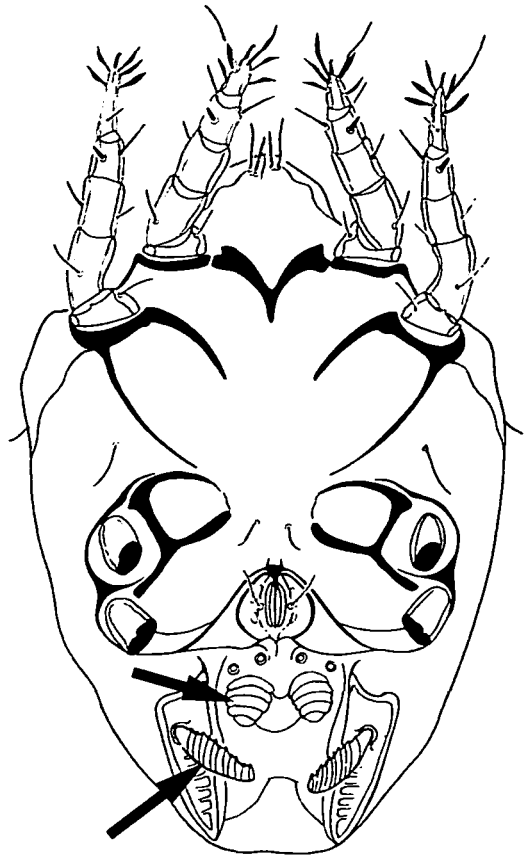


Abb. 18: Wanderform (Hypopus) von *Dermacarus sp.* (Fam. Glyciphagidae), anstelle der ventralen Saugnäpfen sind 2 Paar „Greifer" ausgebildet (Pfeile), 3. und 4. Beinpaar sind entfernt. Aus KRANTZ (1978, verändert).

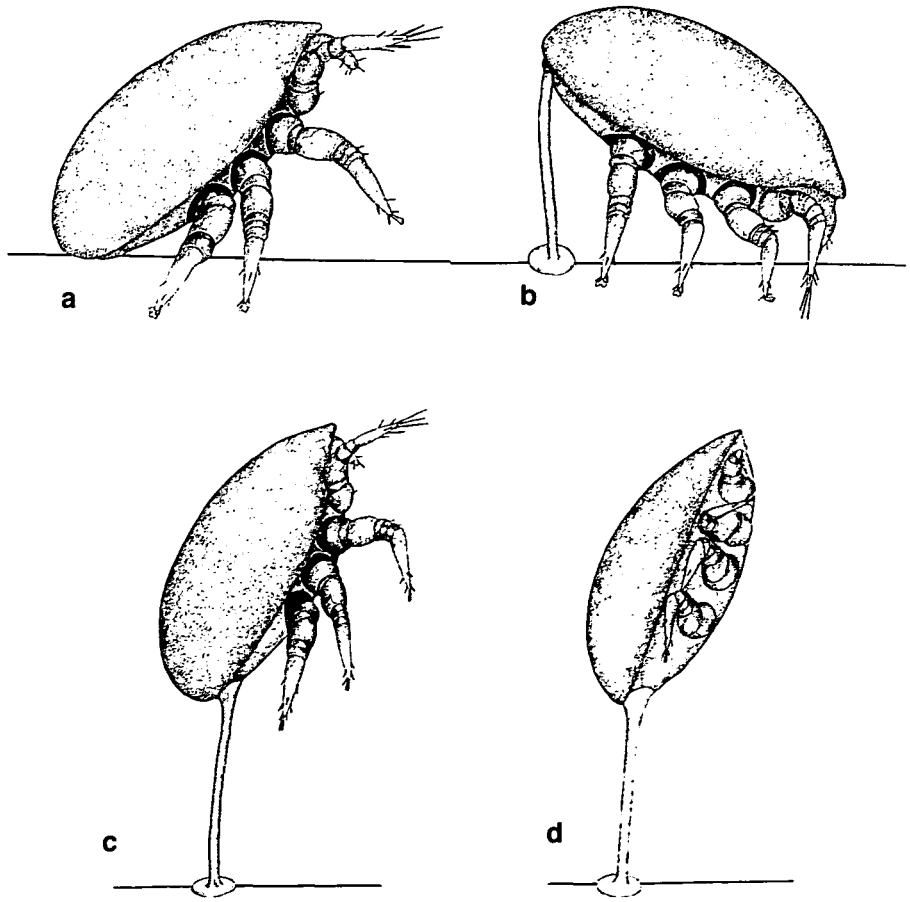


Abb. 19: Deutonymphe einer Uropodine (*Uropoda orbicularis*) beim Festheften auf dem Tragewirt, Reihenfolge a–d. Aus FAASCH (1967, verändert).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 20: Uropodinen-Deutonymphen auf einer Grabwespe (*Ectemnius borealis*); getrocknetes Präparat; Gesamtlänge der Wespe ca. 8 mm.

sitisch, manchmal aber auch als mutualistisch interpretiert (MADEL 1975; OCONNOR 1993). Weibchen von Arten der Milbengattung Cheletophyes (Cheyletidae) werden in thoracalen Acarinarien der in der Alten Welt verbreiteten Holzbiene *Xylocopa latipes* befördert. Die Milben stellen im Bienennest höchstwahrscheinlich kleineren, für die Bienen schädlichen Milben nach. Die Evolution solcher thoracalen Acarinarien könnte somit als selektive Antwort auf die mutualistische Beziehung zwischen beiden Partnern verstanden werden (OCONNOR 1993).

Phoresie und Polymorphismus

In den heterostigmaten Familien Siteroptidae und Pygmephoridae zeigen viele Arten einen an Phoresie gebundenen Weibchen-Dimorphismus (MOSER & CROSS 1975, SMILEY & MOSER 1976; MARTIN 1978; CROSS & KALISZEWSKI 1988). Betroffene Arten besitzen zwei verschiedene Weibchen-Morphen: Das „phoretomorphe" Weibchen ist in seiner morphologischen Ausstattung und seinem Verhalten auf den phoretischen Transport spezialisiert, das „normale" Weibchen ist nicht phoretisch und unterscheidet sich morphologisch signifikant vom erstgenannten. Diese Entdeckung hatte beträchtliche taxonomische Konsequenzen zur Folge, da vor Bekanntwerden dieser Zusammenhänge die unterschiedlichen „Morphen" sogar als verschie-

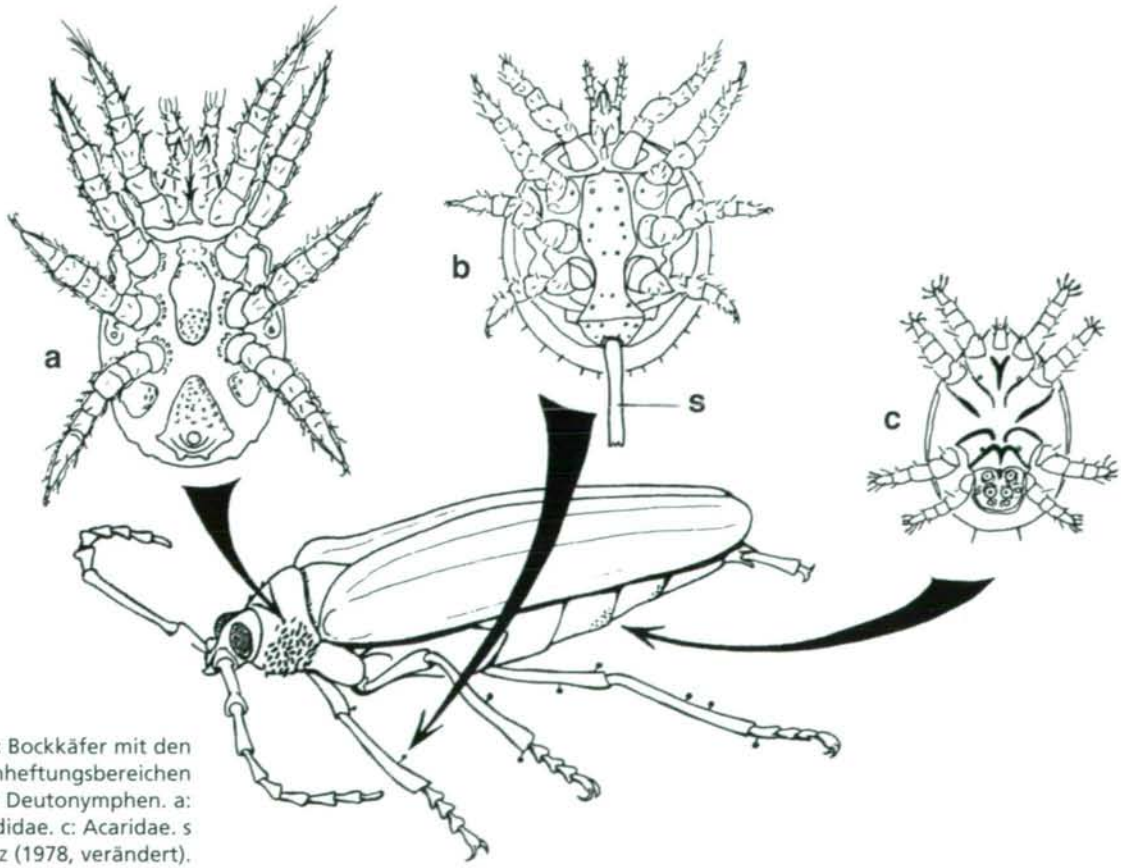


Abb. 21: Bockkäfer mit den charakteristischen Anheftungsbereichen verschiedener Deutonymphen. a: Polyaspididae. b: Uropodidae. c: Acaridae. s = Sekretstiel. Aus KRANTZ (1978, verändert).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

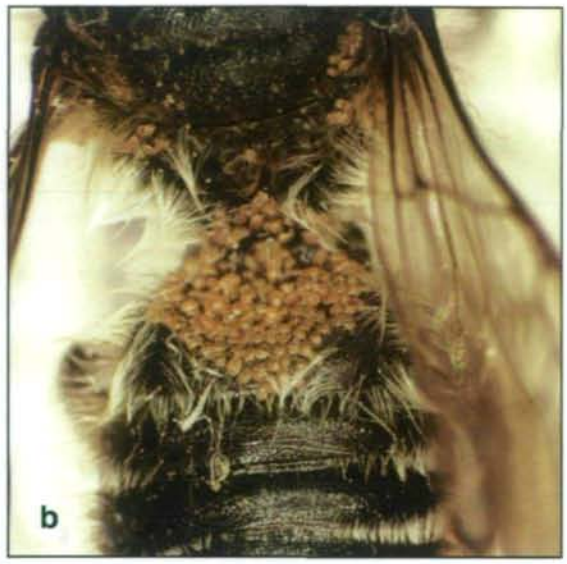


Abb. 22: a: Wildbiene (*Megachile lapponica*) mit einer Anhäufung phoretischer Milben (*Acaridida*) am seitlichen Thorax und im vorderen Abdominalbereich, getrocknetes Präparat (Sammlung M. KUHLMANN); Gesamtlänge der Biene ca. 12 mm. b: vergrößerter Ausschnitt aus a.

denen Gattungen geführt wurden. Ein sehr ähnlicher, an Phoresie gebundener Weibchen-Dimorphismus wurde später auch in der Familie Scutacaridae entdeckt (EBERMANN 1990, 1991a, b). Auch hier gelang es erst durch Zuchtversuche, die Zusammengehörigkeit der verschiedenen, zum Teil extrem unterschiedlich aussehenden Weibchen-Morphen zu klären. Arten die solche Polymorphismus-Phänomene zeigen, sind in der Regel an kurzlebige („ephemere") Substrate gebunden. Es gibt Hinweise darauf, dass die betroffenen Arten erst auf Verschlechterung der Nahrungsressourcen mit einer raschen Produktion von phoretischen Weibchen-Morphen reagieren (EBERMANN 1991a).

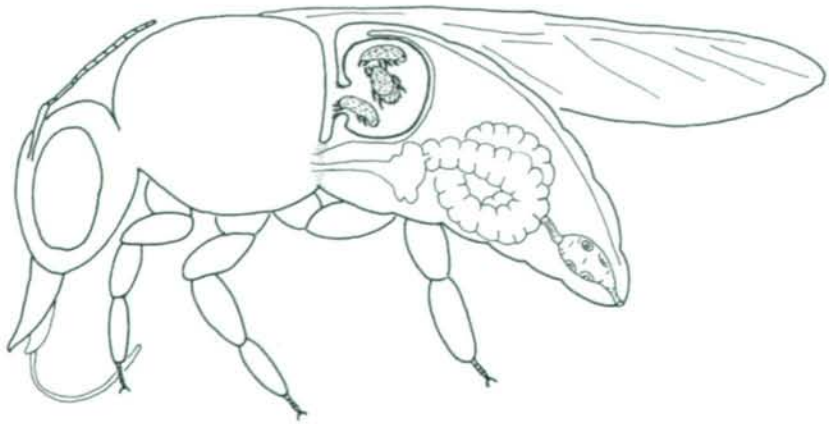
Abbildungsnachweis und Dank

Die Abbildungen stammen, wenn nicht anders erwähnt, vom Autor. Folgende Abbildungen wurden mit freundlicher Genehmigung des Verlages oder Autors reproduziert:

Abbildung 4, 10, 19, 23: Urban & Fischer Verlag (Jena), Abbildung 5: Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Abbildung 16a, b: Springer Verlag (Berlin), Abbildung 16c: Indira Publishing House (West Bloomfield, Michigan USA), Abbildungen 18, 21: Prof. Dr. G.W. KRANTZ, Oregon State University, USA.

Die Abbildungen 12 und 17 wurden von Univ.-Prof. Dr. M. WALZL, Universität Wien zur Verfügung gestellt. Allen Genannten sei an dieser Stelle für das Entgegenkommen herzlich gedankt.

Abb. 23: Holzbiene (*Xylocopa flavorufa*). Schematischer Längsschnitt durch das Abdomen zur Darstellung des Acarinariums. Aus MADEL (1975, verändert).



© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Literatur

ATHIAS-BINCHE F. (1990): Sur le concepte de symbiose. L'exemple de la phoresie chez les acariens et son evolution vers la parasitisme ou le mutualism. — Bull. Soc. Fr. **115** (1): 77–98.

ATHIAS-BINCHE F. (1994): La phoresie chez les acariens. Aspects adaptifs et evolutifs. — Edition du Castillet, Perpignan: 1–179.

ATHIAS-BINCHE F. (1995): Phenotypic plasticity, polymorphisms in variable environments and some evolutionary consequences in phoretic mites (Acarina): A review. — Ecologie **26** (4): 225–241.

BEIER M. (1948): Phoresie und Phagophilie bei Pseudoscorpionen. — Österr. zool. Z. **1**: 441–497.

BINNS E.S. (1979): *Scutacarus baculitarsus* MAHUNKA (Acarina: Scutacaridae) phoretic on the mushroom fly *Megaselia halterata* (WOOD). — Acarologia 21: 91–107.

BINNS E.S. (1982): Phoresy as migration – some functional aspects of phoresy in mites. — Biol. Rev. **57**: 571–620.

CHMIELEWSKI W. (1971): The mites (Acarina) found on bumblebees (*Bombus* LATR.) and in their nests. — Ekol. Pol. **19**: 57–71.

COLOFF M.J. & S.P. HOPKINS (1986): The ecology, morphology and behaviour of *Bakerdania elliptica* (KRCZAL, 1959) (Acari: Prostigmata: Pygmephoridae), a mite associated with terrestrial isopods. — J. Zool. (Lond.) **208**: 109–123.

CROSS E.A. & KALISZEWSKI M.J. (1988): The life history of a mushroom pest mite, *Pediculaster flechtmanni* (WICHT) (Acari: Pygmephoroidea), with studies of alternate formation. — Environ. Entomol. **17** (2): 309–315.

DASTYCH H., RACK G. & N. WILSON (1992): Notes on mites of the genus *Pygmephorus* (Acari: Heterostigmata) associated with North American mammals (Part II). — Mitt. Hamb. zool. Mus. Inst. **89**: 146–156.

DELFINADO M.D. & E.W. BAKER (1976): New species of Scutacaridae (Acarina) associated with insects. — Acarologia **28** (2): 264–301.

EBERMANN E. (1988): *Imparipes (Imparipes) pselaphidorum* n. sp., a new scutacarid species phoretic upon african beetles (Acari, Scutacaridae; Coleoptera, Pselaphidae). — Acarologia **29** (1): 35–42.

EBERMANN E. (1990): Taxonomic consequences of the polymorphism found in scutacarids (Acari, Fam. Scutacaridae). — Ent. Mitt. Zool. Mus. Hamburg **10**: 29–42.

EBERMANN E. (1991a): Das Phänomen Polymorphismus in der Milbenfamilie Scutacaridae (Acari, Heterostigmata, Tarsonemina, Scutacaridae). — Zoologica **141**: 1–76.

EBERMANN E. (1991b): Records of polymorphism in the mite family Scutacaridae (Acari, Tarsonemina, Scutacaridae). — Acarologia **32** (2): 119–138.

EBERMANN E. (1992): *Scutacarus acarorum* (GOEZE, 1780); Heterostigmata, Scutacaridae – an example for the interrelationship between phoresy and polymorphism in mites. — In: KROPCZYŃSKA D., BOCZEK J. & A. TOMCZYK (Eds.): The Acari. Proc. 2nd Symp. EURAAC: 193–196.

EBERMANN E. & A. FAIN (2002): A new subgenus of phoretic mite (Acari: Scutacaridae) associated with african halictid bees (Hymenoptera: Halictidae). — Int. J. Acarol. **28** (4): 367–371.

EBERMANN E. & P.A. GOLOBOFF (2002): Association between neotropical burrowing spiders (Araneae: Nemesiidae) and mites (Acari: Heterostigmata, Scutacaridae). — Acarologia **42** (1): 173–184.

EBERMANN E. & J.C. PALACIOS-VARGAS (1988): *Imparipes (Imparipes) tocatlphilus* n.sp. (Acari, Tarsonemina, Scutacaridae) from Mexico and Brazil: First record of ricinuleids as phoresy hosts for scutacarid mites. — Acarologia **29** (4): 347–354.

EBERMANN E. & G. RACK (1982): Zur Biologie einer neuen myrmecophilen Art der Gattung *Petalomium* (Acari, Pygmephoridae). — Ent. Mitt. Zool. Mus. Hamburg **7** (115): 182–192.

EICKWORT G.C. (1979): Mites associated with Sweat Bees (Halictidae). — In: RODRIGUEZ J.G. (Ed.): Recent Advances in Acarology **1**, Academic Press, New York: 575–581.

EICKWORT G.C. (1990): Associations of mites with social insects. — Annu. Rev. Entomol. **35**: 469–488.

EICKWORT G.C. (1994): Evolution and life-history patterns of mites associated with bees. — In: HOUCK M.A. (Ed.): Mites: Ecological and Evolutionary Analysis of Life-history Patterns. Chapman & Hall: 218–251.

ELZINGA R.J. (1978): Holdfast mechanisms in certain uropodine mites (Acarina: Uropodina). — Ann. Entomol. Soc. Am. **71**: 896–900.

FAASCH H. (1967): Beitrag zur Biologie der einheimischen Uropodiden *Uroobovella marginata* (C.L. KOCH 1839) und *Uropoda orbicularis* (O.F. MÜLLER 1776) und experimentelle Analyse ihres Phoresieverhaltens. — Zool. Jb. Syst. **94**: 521–608.

FAIN A. (1971): Évolution de certain groupes d'hypopes en fonction du parasitisme (Acarina: Sarcoptiformes). — Acarologia **13** (1): 171–175.

FAIN A. & A. PAULY (2001): Notes on phoretic deutonymphs of mites (Acari) associates with old world Magachilidae and Anthophoridae (Insecta Hymenoptera), mainly from Madagascar. 1. Families Chaetodactylidae, Acaridae, Histiostomatidae and Winterschmidtiidae (Astigmata). — Belg. J. Ent. **3**: 125–142.

FARISH D.J. & R.C. AXTELL (1971): Phoresy redefined and examined in *Macrocheles muscadomesticae* (Acarina: Macrochelidae). — Acarologia **13** (1): 16–29.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

HÖLLDOBLER B. & E.O. WILSON (1990): The Ants. — Springer Verlag: 1–732.

HOUCK M.A. (1994): Adaptation and transition into parasitism from commensalism: A phoretic model. — In: HOUCK M.A. (Ed.): Mites: Ecological and Evolutionary Analysis of Life-history Patterns. Chapman & Hall: 252–281.

KARAFIAT H. (1959): Systematik und Ökologie der Scutacariden. — In: STAMMER H.-J. (Hrsg.): Beiträge zur Systematik und Ökologie mitteleuropäischer Acarina 1, Teil 2. Akad. Verlagsanstalt Leipzig: 627–712.

KORN W. (1983): Zur Vergesellschaftung der Gamasidenarten *Poecilochirus carabi* G. u. R. CANESTRINI 1882 (= *P. necrophori* VITZTHUM 1930), *P. austroasiaticus* VITZTHUM 1930 und *P. subterraneus* MÜLLER 1859 mit Aaskäfern aus der Familie der Silphidae. — Spixiana **6** (3): 251–279.

KRANTZ G.W. (1978): A Manual of Acarology. 2nd ed. — Oregon State University Book Stores, Inc. Corvallis: 1–509.

KRCZAL H (1959): Systematik und Ökologie der Pyemotiden. — In: STAMMER H.J. (Hrsg.): Beiträge zur Systematik und Ökologie mitteleuropäischer Acarina 1, Teil 2. Akad. Verlagsanstalt Leipzig: 385–625.

KUHLMANN M. (1998): Nachweise mit Bienen und Wespen (Hymenoptera Aculeata) assoziierter Milben (Acari) und Fächerflügler (Strepsiptera). — Linzer biol. Beitr. **30** (1): 69–80.

KUROSA K. (1977): The scutacarid mites associated with ground beetles in Japan. — In: Contributions to Acarology in Japan. Zukan-no-Hokuryukan Co. Ltd. Tokyo: 371–404 [in Japanisch].

KUROSA K. (1991): The Scutacarid mites of Japan. XI. Four new *Archidispus* associated with ground beetles of the tribes Nebriini, Bembidiini and Patrobini. — Jap. J. Entomol. **59** (3): 539–554

LINDQUIST E.E. (1975): Associations between mites and other arthropods in forest floor habitats. — Can. Ent. **107**: 425–437.

MADEL G. (1975): Vergesellschaftung der Milbenart *Dinogamasellus villosior* mit der ostafrikanischen Holzbiene *Xylocopa flavorufa* (Acarina: Laelaptidae / Hymenoptera: Xylocopidae). — Entomol. Germ. **1** (2): 144–150.

MAHUNKA S. (1973): *Pygmephorus* species (Acari, Tarsonemida) from North American small mammals. — Parasit. Hung. **6**: 247–259.

MARTENS J. (1975): Phoretische Pseudoskorpione auf Kleinsäugern des Nepal-Himalaya. — Zool. Anz. **194**: 84–90.

MARTIN N.A. (1978): *Siteroptes* (*Siteroptoides*) species with *Pediculaster*-like phoretomorphs (Acari: Tarsonemida: Pygmephoridae) from New Zealand and Polynesia. — N. Z. J. Zool. **5**: 121–155.

MOSER J.C. & E.A. CROSS (1975): Phoretomorph: a new phoretic phase unique to the Pyemotidae. — Ann. Ent. Soc. Amer. **68**: 820–822.

NORTON R.A. (1973): Phoretic mites associated with the hermit flower beetle, *Osmoderma eremicola* KNOCH (Coleoptera: Scarabaeidae). — Am. Midl. Nat. **90** (2): 447–449.

NORTON R.A. (1980): Observations on phoresy by oribatid mites (Acari: Oribatei). — Int. J. Acarol. **6** (2):121–130.

OCONNOR B.M. (1993): The mite community associated with *Xylocopa latipes* (Hymenoptera: Anthophoridae: Xylocopinae) with description of a new type of acarinarium. — Int. J. Acarol. **19**: 159–166.

PROKSCH M., PAILL W. & E. EBERMANN (2003): Ground beetles as phoresy hosts of mites (Heterostigmata, Scutacaridae). — Abstract, 11th European Carabidologists Meeting, Aarhus.

RACK G. (1975): Phoretisch auf Kleinsäugern gefundene Arten der Gattung *Pygmephorus* (Acarina, Pygmephoridae). — Mitt. Hamb. zool. Mus. Inst. **72**: 157–176.

RACK G. (1979): *Brennandania scolopendra* sp. n. von *Scolopendra morsitans* L. (Acarina, Tarsonemida, Pygmephoroidea, Microdispidae). — Rev. Zool. afr. **93** (2): 378–381.

RACK G. & H. DASTYCH (1993): Some notes on morphology of mites of the genus *Pygmephorus* (Acari: Heterostigmata). — Acarologia **24** (2): 131–141.

RAPP A. (1959): Zur Biologie und Ethologie der Käfermilbe *Parasitus coleoptratorum* L. 1758 (Ein Beitrag zum Phoresie-Problem). — Zool. Jb. Syst. **86** (4/5): 303–366.

SAMŠIŇÁK K. (1984): Mites on flies of the family Sphaeroceridae. — Věst. čs. Společ. zool. **48**: 45–63.

SAMŠIŇÁK K. (1991): Some relationships between mites and insects. — Acta Sc. Nat. Brno **25** (4): 1–58.

SCHALLER F. (1960): Das Phoresie-Phänomen vergleichend-ethologisch gesehen. — In: Forschungen und Fortschritt **34** (1), Akademie Verlag, Berlin: 1–7.

SCHALLER F. (1962): Die Unterwelt des Tierreiches. — Verständliche Wissenschaft **78**, Springer Verlag: 1–126.

SCHLEE D. (1980): Bernstein-Raritäten. — Staatliches Museum für Naturkunde (Hrsg.), Stuttgart: 1–88.

SMILEY R.T. & J.C. MOSER 1976: Two new phoretomorphic *Siteroptes* from galleries of the southern pine beetle (Acarina: Pyemotidae). — Beitr. Ent. Berlin **26** (1): 307–322

SMILEY R.L. & J.C. WHITAKER (1979): Mites of the genus *Pygmephorus* (Acari, Pygmephoridae) on small mammals in North America. — Acta Zool. Acad. Sci. Hung. **25** (3–4): 383–408.

VINCENT L.S & G. RACK (1983): *Pseudopygmephorus atypoides* RACK, new species (Acari: Pygmephoridae) associated with the fossorial mygalomorph spider *Atypoides riversi* O.P.-CAMBRID-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

GE (Araneae: Antrodiaetidae) in California. — Pan-Pacific. Ent. 58 (3): 216–222.

WOOLEY T.A. (1969): A new and phoretic oribatid mite (Acarina: Cryptostigmata: Licnodamaeidae). — Proc. Ent. Soc. Wash. 71 (4): 476–481.

Adresse des Verfassers:

Ao. Univ.-Prof. Dr. Ernst EBERMANN
Institut für Zoologie
Karl-Franzens-Universität
Universitätsplatz 2
A-8010 Graz, Austria
E-Mail: ernst.ebermann@uni-graz.at